

Chermont - Lorrain 1971

REVUE GÉNÉRALE
DE
BOTANIQUE

FONDÉE PAR GASTON BONNIER

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

(Éditée avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique).

TOME SOIXANTE-DIX-HUIT

N° 929-930-931 Octobre-Novembre-Décembre 1971.

EXTRAIT

A. Claire

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1971



Digitized by the Internet Archive
in 2026



Sur la torsion homodrome et les autres mouvements rotatoires des tiges volubiles en croissance

par Mme Arlette CLAIRE

Laboratoire de Physiologie Végétale de la Faculté des Sciences,
4, rue Ledru, 63 - Clermont-Ferrand

Résumé. — Le mouvement révolutif (« circumnutation » au sens descriptif de DARWIN) et la torsion homodrome des tiges volubiles ont été étudiés chez l'*Ipomoea purpurea*. Divers mouvements rotatoires se manifestent simultanément : le mouvement révolutif (le plus visible à l'observation directe), la rotation antidrome du flagelle autour de son axe et la torsion homodrome ; ces deux derniers mouvements ont été observés et mesurés au cours du temps et pendant le mouvement révolutif en amplifiant les déplacements des divers niveaux du flagelle par des « ailettes ». La torsion homodrome se manifeste exclusivement dans la portion libre et mobile du flagelle. La vitesse du mouvement de torsion est plus ou moins forte aux divers niveaux du flagelle ; elle varie suivant un gradient. Le mouvement révolutif, la rotation antidrome du flagelle et la torsion homodrome participent au déroulement d'un même cycle, chacun suivant une certaine fréquence ; la rotation antidrome et la torsion homodrome sont deux mouvements plus lents que le mouvement révolutif. La participation de ces trois mouvements rotatoires peut se mettre sous la forme d'une relation numérique simple.

Summary. — The rotatory movement of twining plants (named "circumnutation" by Darwin) and their homodromous torsion were studied in *Ipomoea purpurea*. Several different rotatory movements may be observed at the same time: circumnutation (the most visible on direct observation), antidromous rotation of the stem around its axis and homodromous torsion. These two last movements were observed over a period of time and were measured during the rotatory movement by magnifying the movements of the different levels of the stem by means of our "winglets" method. Homodromous torsion is to be seen exclusively in the free and mobile part of the stem. The rate of homodromous torsion movement is not the same along the various stem levels; it varies in accordance with a gradient. Circumnutation, antidromous torsion of the stem and homodromous torsion occur in the course of one same cycle, each with a certain frequency. Antidromous rotation and homodromous torsion are two movements slower than circumnutation. The participation of these three rotatory movements can be expressed as a simple numerical relationship.

Les tiges volubiles sont des tiges qui tournent et qui s'enroulent autour des supports ou des tuteurs, comme celles du Haricot, du Houblon ou des Liserons. Elles sont longues, peu ou pas ramifiées, de faible diamètre, d'où leur aspect grêle et fragile ; les entre-nœuds sont en règle très générale de grande longueur. La portion terminale et subterminale

de la pousse volubile est infléchie par la présence d'une courbure ; elle est mobile ; c'est le flagelle, capable de mouvement révolatif « d'exploration » et normalement apte à s'enrouler autour d'un support ; à ce niveau, les feuilles, encore rudimentaires, sont déjà espacées.

Les plantes volubiles, dont la tige est caractérisée par sa forme et ses mouvements d'enroulement, s'opposent aux plantes à vrilles qui se fixent à leurs supports uniquement à l'aide d'organes spécialisés, les vrilles, à croissance limitée, dépourvues de bourgeon terminal et douées de sensibilité au contact.

Les plantes volubiles ont servi de matériel pour l'étude de très nombreux problèmes, les uns spéciaux : le mouvement révolatif, la croissance rapide, la torsion homodrome ; les autres plus généraux : le géotropisme, les phénomènes de courbure. Cependant, si de nombreux faits ont été décrits ou signalés chez les tiges volubiles, peu ont été expliqués : la physiologie des tiges volubiles est peu connue. Les premiers travaux sur la physiologie des plantes volubiles ont porté sur l'enroulement autour des tuteurs et la torsion des tiges. On observe, en général, chez les tiges volubiles, de fines cannelures développées à la surface ; ces cannelures sont repérables à l'observation directe ; elles s'enroulent en hélices continues autour de la tige. L'enroulement des spires se fait dans le même sens que le déplacement de la tige dans l'espace au cours du mouvement révolatif : la torsion est « homodrome ». MOHL (1827) et PALM (1827) ont observé les premiers la torsion des tiges volubiles. Si l'enroulement des tiges autour des supports a fait l'objet des premiers travaux sur les plantes volubiles (SCHWENDENER 1881 et BARANETZKY 1883), il n'a pu permettre d'observer et de mesurer facilement les différents mouvements qui se manifestent chez les tiges volubiles, notamment la torsion homodrome et le mouvement révolatif. HENDRICKS (1919, 1923) a mis au point une méthode de mesure angulaire de la torsion au niveau des entrenœuds ; au cours de ces mesures la tige est immobilisée au sommet du bourgeon terminal. Pour notre part, nous avons voulu étudier la torsion homodrome des tiges volubiles laissées libres de tourner au cours du mouvement révolatif « d'exploration ».

I. — MATÉRIEL ET CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Nos recherches ont porté uniquement sur les tiges volubiles de *Ipomoea purpurea*. Nous avons utilisé pour toutes nos expériences des graines sélectionnées de la collection Vilmorin-Andrieux : *Ipomoea purpurea* cult. « hellblau », commercialement appelé « Ipomée volubilis bleu azuré ». Les expériences ont commencé en septembre 1964 ; l'approvisionnement en graines s'est effectué tous les ans, deux fois dans l'année.

Nous semons les graines d'*Ipomoea* dans du sable de rivière ; les graines sont au préalable trempées dans l'eau distillée pendant quelques minutes (pour les semences utilisées un trempage prolongé de 2 ou 3 heures entraîne une mauvaise germination). Deux jours après, à 25 °C

et en jour continu, les plantules sortent du sable. Cinq jours après le semis, les cotylédons sont verts et bien développés ; la taille de l'hypocotyle (5 à 7 cm) est suffisamment grande pour permettre le repiquage. Nous arrosons le sable pour déterrer plus facilement les plantules ; celles-ci sont sélectionnées au fur et à mesure suivant la dimension de l'hypocotyle, le développement des cotylédons et celui des racines ; elles sont groupées par lots homogènes de 12 plantules. Nous pouvons obtenir 24 lots, au moins, à partir d'un seul semis ; les plantes issues d'un même semis sont dans l'ensemble comparables, au départ.

Pour toutes nos expériences nous utilisons des terrines en argile cuite ($60 \times 60 \times 10$ cm) pourvues de 9 orifices de drainage ; ces terrines sont remplies de sable de rivière. Juste avant le repiquage nous arrosons abondamment le sable et nous repiquons 12 plantules dans chaque terrine. Le sable doit rester très humide ; deux arrosages par jour à l'eau ordinaire sont indispensables. Les plantes qui poussent dans ce milieu sont nourries régulièrement, deux fois par semaine, avec la solution de WHITE : Mg SO_4 , 7 H_2O : 738 mg ; $\text{Ca (NO}_3)_2$, 4 H_2O : 287 mg ; Na_2SO_4 : 200 mg ; K NO_3 : 80 mg ; K CL : 65 mg ; $\text{Na H}_2\text{PO}_4$, H_2O : 19 mg ; KI : 0,75 mg ; $\text{Fe (SO}_4)_3$: 2,50 mg ; Mn SO_4 , 4 H_2O : 4,50 mg ; Zn SO_4 , 7 H_2O : 1,50 mg ; H_3BO_3 : 1,50 mg ; eau désionisée en quantité suffisante pour amener le milieu à 1.000 ml.

Pour empêcher les tiges de s'enchevêtrer nous maintenons chaque tige au sommet d'une baguette de verre à l'aide d'un ruban adhésif. Nous appelons cette fixation artificielle une « immobilisation » de la tige volatile ; la plante n'est pas privée de mouvement révolutif, elle a un *niveau d'immobilisation* qui correspond à la largeur du ruban adhésif utilisé (12 mm). La portion de la tige située au-dessus du niveau d'immobilisation représente le flagelle, libre et mobile. Les baguettes de verre sont enfoncées verticalement dans le sable.

Toutes nos expériences ont été réalisées dans des salles climatisées. Nous avons pu soumettre les plantes à des températures et à des éclairagements déterminés par les problèmes que nous voulions étudier.

La température est constante dans les chambres que nous avons utilisées ; elle est réglée par un système de thermostats ; un thermomètre enregistreur permet de contrôler à tout moment la température ambiante. Les températures utilisées sont, selon les cas, $27^\circ\text{C} \pm 1$ ou $18^\circ\text{C} \pm 1$.

Un plafond lumineux de 26 tubes (Atlas, superfive tropical daylight, 80 W, 6.500 K ; longueur des tubes : 1,50 m) éclaire nos plantes. Ce plafond est mobile ; réglé à 1 m au-dessus de notre matériel, il donne un éclairage de l'ordre de 4.800 lux au niveau du feuillage.

La ventilation de la salle permet de renouveler l'air ambiant ; comme les plantes ne doivent pas être secouées pendant les observations et les mesures, l'air est soufflé à travers des plaques métalliques finement perforées. Le degré hygrométrique est de 70 %.

Entre les différents points de la salle climatisée, l'éclairage, la température, la ventilation, etc. varient plus ou moins. Ces variations

sont autant de causes d'erreur ; aussi nous avons occupé en général les mêmes emplacements au cours des expériences successives. Le semis, la germination des graines et le repiquage des plantules se font dans les salles climatisées ; les plantes sont ainsi soumises dès le début de leur développement aux conditions de température et d'éclairement prévues pour les observations et les mesures.

Les conditions que nous avons choisies maintiennent les tiges volubiles à l'état purement végétatif chez l'*Ipomoea purpurea*. Des essais ont montré que cette plante fleurissait à 18 °C en jours longs ou en jours courts. Pour des raisons pratiques, nous avons voulu réduire les variations entre le jour et la nuit. L'emploi des conditions uniformes de la température et de l'éclairement a l'avantage de nous permettre de faire nos mesures à n'importe quel moment de la journée ; ces conditions ne retardent pas la croissance ni le développement des tiges volubiles ; toutes les expériences décrites ci-dessous ont été faites en éclaircissement continu.

II. — MÉTHODE D'OBSERVATION ET DE MESURE DE LA TORSION HOMODROME DES TIGES VOLUBILES

1° OBSERVATION ET MESURE DES DÉPLACEMENTS ANGULAIRES DES DIVERS NIVEAUX.

On prépare des rectangles de papier Bristol de 1 × 20 mm et on marque un point à l'encre de Chine sur l'un des côtés, à 1 mm du bord. Au moment de l'expérience, on dispose d'un certain nombre de flagelles de 12 cm de longueur que l'on marque par un trait à l'encre de Chine, centimètre par centimètre, de la base du bourgeon terminal au 12^e cm. On colle une ailette rectangulaire de papier Bristol sur chaque trait de la portion mobile du flagelle, orthogonalement à l'axe de la tige ; on dispose les repères punctiformes des ailettes suivant un même alignement ; les ailettes ainsi collées sont par conséquent, au début de l'expérience, situées dans un même plan (vertical) et de même orientation par rapport à la courbure du flagelle. L'ailette 1 est collée sous le bourgeon apical ; on numérote les suivantes en partant de celle-ci. Pendant le mouvement révolatif « d'exploration » on observe que les ailettes se décalent les unes par rapport aux autres, régulièrement et avec ordre. A chaque niveau l'ailette amplifie le mouvement rotatoire provoqué par le développement de la torsion ; la vitesse du mouvement rotatoire est différente d'un niveau à l'autre ; il en résulte des décalages plus ou moins forts. Les ailettes facilitent l'observation et la mesure de la torsion néoformée. En suivant, de proche en proche, de la base au sommet de la tige, le déplacement des ailettes d'après le déplacement des repères punctiformes, on suit le déplacement de la torsion aux différents niveaux de la pousse volubile ; le sens du déplacement des décalages donne le sens du mouvement d'enroulement de la torsion. Chaque fois que l'on retrouve entre deux niveaux deux ailettes disposées parallèlement avec le repère punc-

tiforme situé du même côté, on peut vérifier qu'une spire d'hélice de torsion vient de se former.

Pour mesurer la torsion qui vient de se former entre deux niveaux, on mesure l'angle du décalage des deux ailettes collées à l'un et à l'autre de ces niveaux. Pour cela on utilise un rapporteur circulaire en plexiglas, de 30 cm de diamètre, gradué de 0 à 360°, sur lequel on trace une droite entre les graduations 0 et 180° ; on ajuste au centre du rapporteur une languette mobile de 16 cm de longueur. L'opérateur repère deux ailettes au travers du rapporteur et il reproduit (fig. 1) le déplacement rotatoire, par visée dans le plan du rapporteur ; il place le trait fixe du rapporteur dans une direction parallèle à l'ailette arrière ; l'opérateur déplace ensuite la languette dans le plan du rapporteur jusqu'à ce qu'il obtienne une direction parallèle à l'ailette avant ; l'extrémité de la languette est dirigée vers le repère punctiforme de l'ailette avant. La valeur de l'angle est donnée par la graduation du rapporteur. La forme courbée du flagelle oblige à tenir le rapporteur de façon différente pour mesurer les déplacements rotatoires des diverses ailettes : le rapporteur est tenu horizontalement pour les mesures à la base de la tige, il est incliné pour les mesures de la zone de courbure, et tenu verticalement pour les mesures de la zone apicale.

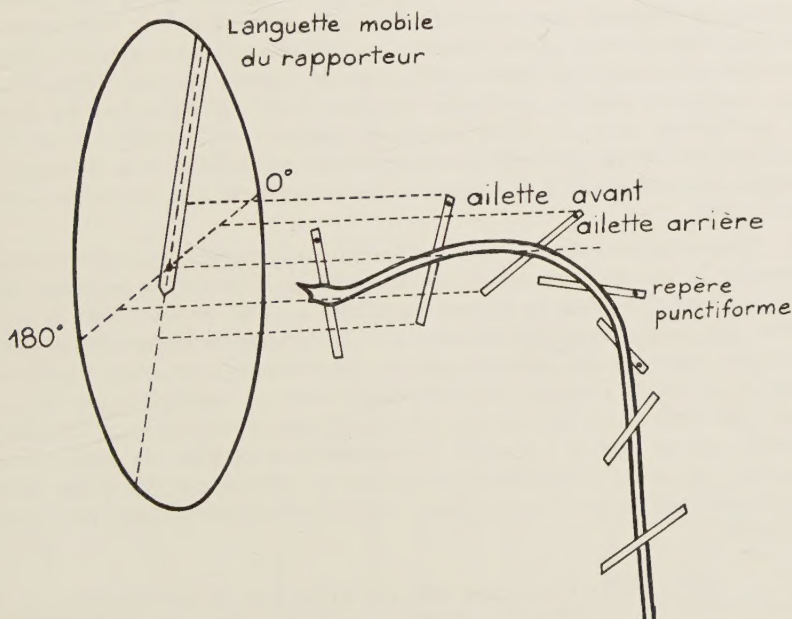


Fig. 1. — *Torsion homodrome des flagelles.* — Au départ de l'expérience les repères punctiformes des ailettes sont disposés suivant le même alignement ; 24 heures après, les ailettes présentent des décalages les uns par rapport aux autres. La mesure angulaire du déplacement rotatoire entre deux ailettes (ailette « avant » et ailette « arrière ») est effectuée avec un rapporteur circulaire muni d'une languette mobile.

Un observateur qui regarde face à lui un axe orienté de la base au sommet de la tige d'*Ipomée* voit les ailettes se déplacer autour de la tige dans le sens positif : c'est le mouvement de torsion homodrome, de même sens que le mouvement révolutif. Au cours des essais, on laisse une longueur variable, de 5 à 18 cm, à la portion mobile des flagelles. On observe que le mouvement de torsion homodrome est localisé (par exemple à 25 °C en jour continu, il est réparti exclusivement entre les niveaux 1 et 12).

2° DISCUSSION DE NOTRE MÉTHODE.

Au départ, les flagelles ont un mouvement de torsion homodrome, région apicale exceptée ; la disposition des ailettes aux différents niveaux de la pousse volubile permet d'observer uniquement la torsion néoformée.

Les ailettes sont inévitablement collées sur un certain secteur de la tige, ce qui correspond à plusieurs des cannelures superficielles. Le mouvement de torsion homodrome que l'on suit se rapporte à tout ce secteur. Il y aurait une cause d'erreur si à un niveau donné la mesure de cette torsion était différente suivant la cannelure considérée : il suffit de regarder une tige volubile pour constater que les diverses cannelures sont sensiblement aussi tordues les unes que les autres.

On prépare dans les mêmes conditions d'expérience des portions mobiles de flagelles, sans coller d'ailettes. Le mouvement de torsion homodrome s'effectue à la même vitesse chez ces témoins que chez les flagelles porteurs d'ailettes. On repère les spires de torsion par les déplacements des marques à l'encre de Chine. On peut donc admettre que les ailettes ne perturbent guère le mouvement de torsion homodrome : leur poids négligeable (30 mg pour 12 ailettes) et leur adhérence à la tige par une surface de collage de 1 à 2 mm² ne les empêchent pas d'être facilement entraînées.

L'observation visuelle est suffisamment précise pour permettre de compter le nombre de spires néoformées de l'hélice de torsion homodrome. Notre procédé de mesure angulaire permet de connaître la répartition du mouvement de torsion aux différents niveaux de la pousse volubile. L'erreur de mesure sur un déplacement rotatoire entre deux ailettes est de 3° environ ; l'erreur maximale est multipliée par $(n - 1)$ pour le mouvement de torsion d'un segment compris entre n ailettes. Notons que si l'on a à étudier la formation d'un tour de spire entre n ailettes, on aura la meilleure précision en retrouvant les deux ailettes extrêmes dans la position qu'elles avaient initialement l'une par rapport à l'autre.

III. — RÉPARTITION DE LA TORSION HOMODROME CHEZ LES TIGES VOLUBILES

Nous observons et nous mesurons la torsion homodrome des tiges suivant le protocole expérimental décrit. Les ailettes sont collées régulièrement le long de la portion libre et mobile du flagelle ; 24 heures

après, nous comptons (à l'observation directe) le nombre entier ou décimal de spires qui se sont formées à 25 °C ou à 18 °C, en jour continu. La distribution du nombre de spires de torsion homodrome est représentée fig. 2. Le maximum de fréquence est de 2 spires à 27 °C et de 1 spire à 18 °C.

1° MESURE DES DÉPLACEMENTS ANGULAIRES DES AILETTES POUR UNE, DEUX ET TROIS SPIRES DE TORSION HOMODROME.

— A 27 °C, en jour continu.

La première spire de l'hélice de torsion s'achève 8 ou 12 heures après le début de l'expérience ; après 24 heures, les mêmes flagelles ont formé les uns trois spires, les autres deux spires de torsion. La répartition de la torsion parmi les niveaux du flagelle est mesurée deux fois : d'une part après la formation d'une première spire et d'autre part après 24 heures (deux ou trois spires selon les cas, fig. 3).

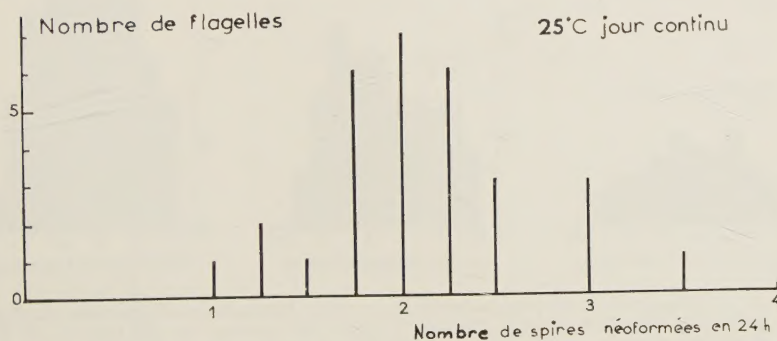
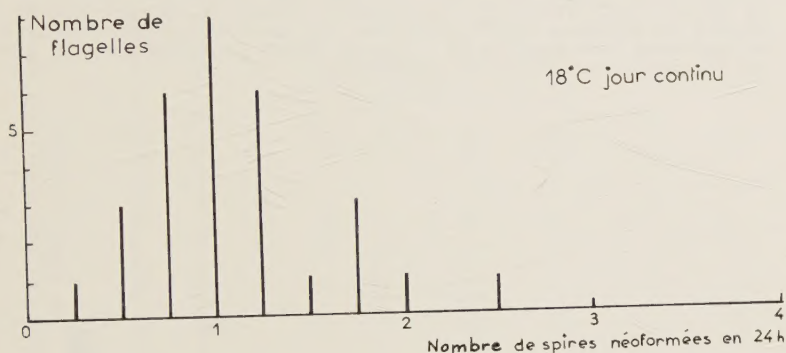


Fig. 2. — Distribution du nombre de spires de torsion formées en 24 heures, à 25 °C ou à 18 °C, en jour continu.

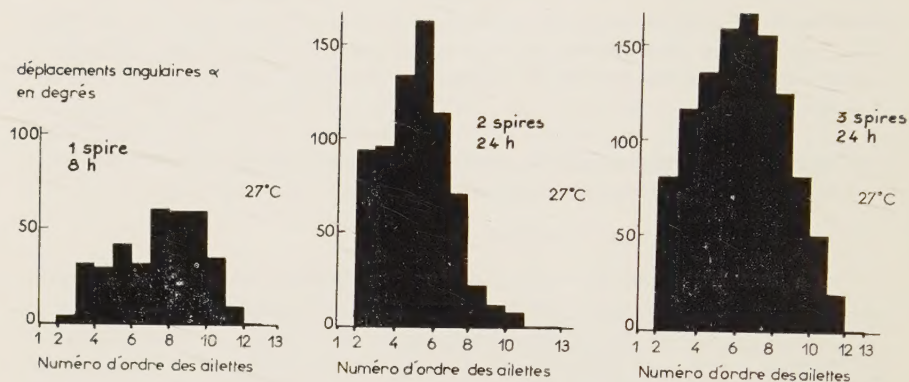


Fig. 3. — Répartition du mouvement de torsion homodrome exprimée en degrés pour des flagelles ayant effectué 1 spire de torsion en 8 heures et 2 ou 3 spires de torsion en 24 heures, à 27 °C, en jour continu. Les divers niveaux du flagelle sont représentés en abscisses d'après le numéro d'ordre des ailettes. La première ailette est placée à la base du bourgeon terminal et les suivantes sont espacées de 1 cm au départ de l'expérience (20 plantes ont été considérées pour cette expérience).

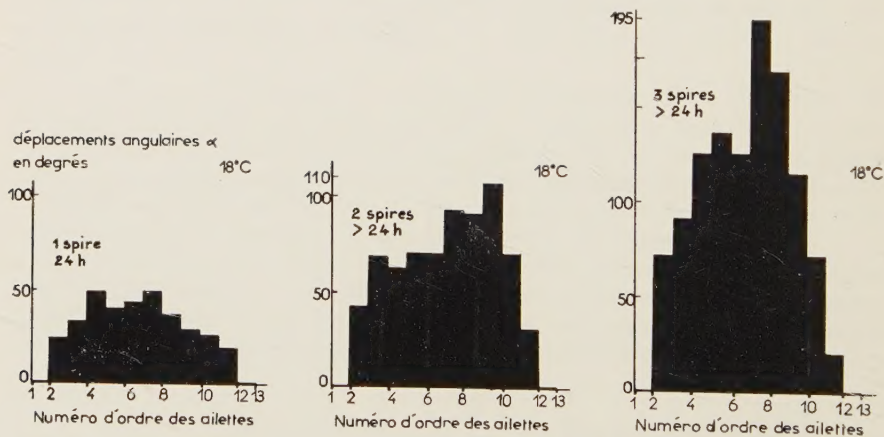


Fig. 4. — Répartition du mouvement de torsion homodrome exprimée en degrés pour des flagelles ayant effectué 1 spire de torsion en 24 heures et 2 ou 3 spires en deux ou trois jours, à 18 °C, en jour continu. Pour la graduation de l'axe des abscisses, même remarque que pour la figure 3 (20 plantes ont été mesurées pour 1 spire, 15 plantes pour 2 spires et 4 plantes pour 3 spires).

TABLEAU I
Variations des déplacements angulaires des différents niveaux du flagelle au cours du temps

NUMÉRO D'ORDRE DES AILETTES DÉFINISSANT LES NIVEAUX CONSIDÉRÉS												
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13
$\frac{\alpha_2}{\alpha_1}$ 27 °C en jour continu	0/0	4,20	4,96	4,54	3,58	3,76	2,81	2,25	1,46	1,54	1,08	0/0
	0/0	4,20	4,88	3,73	2,73	2,25	1,33	0,85	0,82	0,72	0,94	0/0
$\frac{\alpha_2}{\alpha_1}$ 18 °C en jour continu	0/0	1,79	2,09	1,28	1,77	1,65	1,91	2,48	3,72	2,73	1,68	0/0

— A 18 °C, en jour continu.

La formation des spires de l'hélice de torsion homodrome est plus lente à 18 °C qu'à 27 °C. La première spire s'achève 24 heures après le début de l'expérience ; la deuxième et la troisième spire s'achèvent deux ou trois jours après. La répartition de la torsion est mesurée après la formation de la première spire et après celle de la deuxième spire (fig. 4).

Nous appelons α le déplacement rotatoire d'une ailette par rapport à la suivante ; dans le cas d'une spire nous mesurons une série de valeurs α_1 , pour deux spires une série de valeurs α_2 et pour trois spires une série de valeurs α_3 . Cela nous permet de calculer, pour chaque niveau, dans quelle mesure le déplacement angulaire entre deux ailettes données varie au cours du temps ; nous rapportons les valeurs α_2 et α_3 aux valeurs α_1 correspondantes. Les déplacements angulaires considérés pour établir le tableau sont représentés, en degrés, dans les figures 3 et 4, pour une, deux et trois spires de torsion. Dans le tableau nous ne tenons pas compte des valeurs α_3 représentées sur l'histogramme de la figure 4, la troisième spire ayant été observée pour un nombre réduit de cas (4 plantes seulement, contre 15 ou 20 plantes mesurées dans les cas précédents).

2° RÉSULTATS.

La fréquence (le nombre de spires de torsion formées en 24 heures) se maintient sans grand changement pour un flagelle donné. La torsion homodrome se manifeste exclusivement dans le flagelle, au niveau de la portion libre et mobile, la tige étant immobilisée à 12 cm du sommet. La vitesse de la torsion est plus ou moins forte au niveau des différents segments du flagelle ; elle varie suivant un gradient. A 27 °C, le déplacement angulaire maximum se situe entre les niveaux 7 et 10 pour une spire formée en 8 heures et entre les niveaux 5 et 6 ou 6 et 7 pour deux ou trois spires formées en 24 heures. A 18 °C, le déplacement angulaire maximum est peu marqué pour une spire de torsion ; il se situe entre les niveaux 9 et 10 ou 7 et 8 pour la 2^e ou la 3^e spire formée. Dans tous les cas, le déplacement angulaire des ailettes est nul au voisinage de l'apex, entre le 1^{er} et le 2^e niveau, et à la base du flagelle, entre le 12^e et le 13^e niveau (fig. 3 et 4). La position des maximums (fig. 3 et 4) varie au cours du temps ; elle subit une translation vers le haut du flagelle au fur et à mesure de la croissance. Les maximums des déplacements angulaires sont toujours situés dans la zone de courbure.

Au fur et à mesure que l'hélice de torsion augmente le nombre de ses spires, certains déplacements sont de plus en plus forts tandis que d'autres varient peu pour des ailettes de même ordre. Près du sommet, la variation des déplacements angulaires en 24 heures est faible au début de l'expérience ; elle croît rapidement au cours du temps (Tableau I). Pour les niveaux de la zone de courbure, elle est rapide ; elle s'accroît

encore de manière régulière, et peut devenir négative au cours de 24 heures (Tableau I). Le mouvement de torsion décroît progressivement pour les niveaux de la zone basale du flagelle ; il est toujours nul au-delà du 12^e niveau.

Au fur et à mesure de leur formation, les entre-nœuds appartiennent successivement à la zone apicale, à la zone de courbure et à la zone basale du flagelle ; dans chacune de ces zones leur torsion augmente ou se modifie plus ou moins. Dans le Tableau I, certaines valeurs inférieures à 1 montrent que la torsion acquise au moment de la formation de la première spire n'est pas conservée intégralement ; pour certains niveaux du flagelle, une torsion en sens inverse peut se manifester au cours des spires suivantes. La torsion homodrome est donc partiellement réversible dans certains cas.

La torsion homodrome de la tige volubile est acquise au moment où la tige est jeune, *en croissance et en mouvement*. Les nombreuses cannelures observées sur une tige volubile âgée et lignifiée montrent que la torsion homodrome est effectivement conservée au cours du temps. *Le mouvement de torsion homodrome est l'apanage des flagelles au cours du mouvement révolutif.*

3° ABSENCE DE TORSION HOMODROME NÉOFORMÉE CHEZ LES TIGES VOLUBILES PRIVÉES DE MOUVEMENT RÉVOLUTIF.

Les histogrammes des figures 3 et 4 ont montré que le mouvement de torsion homodrome est nul dans la portion basale du flagelle. Pour compléter cette observation nous avons privé les tiges volubiles de mouvement révolutif en engageant les flagelles à l'intérieur des tubes de verre étroits de 4 mm de diamètre et dirigés verticalement. Avant la privation de mouvement révolutif par ce freinage mécanique les tiges volubiles sont marquées régulièrement, cm par cm, par un trait à l'encre de Chine, de la base du bourgeon terminal au 12^e cm. Le tube de verre est fixé à la baguette de verre ; à la base de chaque tube nous maintenons le flagelle à la baguette avec un ruban adhésif. La longueur du tube de verre est prévue suffisamment grande (15 cm) pour que la tige reste toujours privée de mouvement révolutif. Deux jours après le freinage nous dégageons les flagelles. Les marques à l'encre de Chine sont restées parallèles les unes aux autres bien qu'un certain allongement se soit manifesté. Les cannelures à la surface de la tige volubile ne présentent pas d'enroulement ; pour ces niveaux, le mouvement de torsion homodrome est grand chez les tiges laissées libres de tourner.

Les tiges volubiles privées de mouvement révolutif sont aussi privées de torsion homodrome.

IV. — FORMATION D'UNE SPIRE DE TORSION HOMODROME
PENDANT LE MOUVEMENT RÉVOLUTIF DES FLAGELLES
ÉTABLISSEMENT D'UNE RELATION NUMÉRIQUE

1° ROTATION ANTIDROME DU FLAGELLE PENDANT LE MOUVEMENT RÉVOLUTIF.

Observation de la rotation.

On colle une ailette face à l'observateur à l'extrémité du bourgeon terminal de la tige volubile. On observe que la position de l'ailette change au cours du temps (fig. 5). Le déplacement observé met en évidence une rotation du flagelle autour de son axe ; celle-ci est amplifiée par la dimension de l'ailette. Cette rotation s'accomplit en même temps que le mouvement révolutif de la tige volubile.

Mesure angulaire du déplacement rotatoire du flagelle sur lui-même.

Pour mesurer le déplacement rotatoire du flagelle sur lui-même au cours du mouvement révolutif, la méthode de mesure suivante a été mise au point. On colle une ailette de 2 cm de long sur 1 mm de large à l'extrémité du bourgeon terminal. L'ailette est collée en son milieu, à 1 cm du repère punctiforme R. A intervalles de temps réguliers, toutes les 10 minutes, on mesure le déplacement angulaire de l'ailette par rapport à sa position initiale (fig. 5). Pour mesurer β , on suppose l'existence de deux axes perpendiculaires qui se coupent au milieu de l'ailette ; suivant les cas, on matérialise l'axe vertical ou l'axe horizontal par une fine lamelle de papier Bristol et on mesure la projection RH ou RH' du repère punctiforme R de l'ailette sur l'un des axes, ce qui permet de calculer :

$$\sin \beta = \frac{\text{RH (cm)}}{1 \text{ (cm)}} \quad \text{ou} \quad \cos \beta = \frac{\text{RH' (cm)}}{1 \text{ (cm)}}$$

Sens des déplacements rotatoires.

Pour définir le sens des déplacements des différents mouvements rotatoires que nous avons observés chez les tiges volubiles au cours du mouvement révolutif, nous orientons l'espace de la manière suivante :

On considère un trièdre de référence OXYZ (fig. 6). Le bonhomme d'Ampère est placé le long de l'axe OZ, il regarde dans la direction de OY en ayant OX à sa droite. On assimile la tige volubile à une courbe de l'espace. On choisit pour origine O du trièdre trirectangle la base de la tige et pour axe OZ la verticale ascendante. Les axes OX et OY sont orthogonaux à OZ. La courbe est orientée lorsque l'on a choisi une orientation de la tangente. La tangente orientée au point O sera l'axe OZ. En partant de O et en se déplaçant le long de la courbe, de O vers l'extrémité de la tige E, on orientera la tangente en un point quelconque M par continuité avec la tangente OZ. La courbe étant orientée on peut définir le sens des déplacements des mouvements rotatoires. *Le mouvement révo-*

lutif de la tige volubile est de sens positif (le bonhomme d'Ampère voit OX se déplacer vers OY de droite à gauche). *La rotation de la tige sur elle-même est de sens négatif* (le bonhomme d'Ampère voit OY se déplacer vers OX de gauche à droite) ; cette rotation est antidrome.

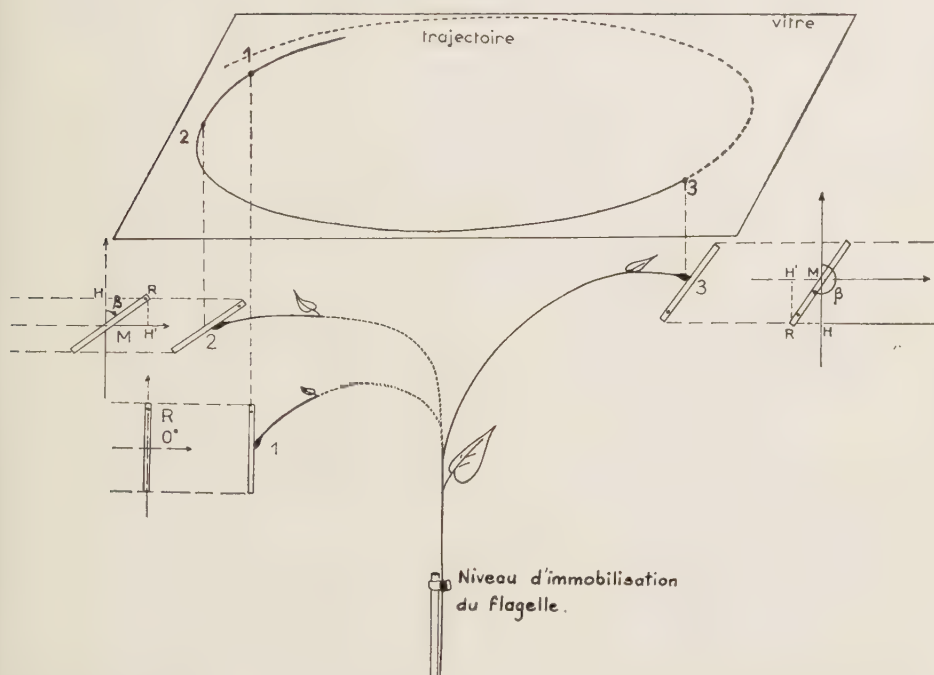


Fig. 5. — Rotation antidrome de la tige volubile autour de son axe. Une ailette apicale collée au sommet du bourgeon terminal de la tige volubile amplifie le mouvement rotatoire de la tige autour de son axe. Au départ de l'observation, position 1 de la figure, l'ailette est orientée verticalement, le repère punctiforme est situé en haut du point de collage. En évaluant l'angle de rotation β on peut observer et mesurer la rotation antidrome de la tige volubile au cours du mouvement révolutif. Dans la position 2 de la figure, β peut être calculé par : $\sin \beta = \frac{RH}{MR}$ ou par : $\cos \beta = \frac{RH'}{MR}$. L'angle β varie de 0 à 360°.

2° COMPARAISON DES PÉRIODES DU MOUVEMENT RÉVOLUTIF (τ) ET DE LA ROTATION ANTIDROME DU FLAGELLE AUTOUR DE SON AXE (τ_r) AU COURS D'UNE OBSERVATION.

Nous utiliserons la méthode des projections orthogonales de A. TRONCHET pour mesurer la période du mouvement.

On dispose une plaque de verre horizontalement au-dessus du matériel que l'on veut mesurer (fig. 5) ; on repère avec une équerre le bourgeon terminal de la tige volubile ; celui-ci représente le point mobile de la tige,

il est donc facile à repérer ; l'arête verticale de l'équerre matérialise la verticale et la surface de la plaque de verre, le plan horizontal. On place l'équerre sur la plaque de verre et on repère l'extrémité du bourgeon terminal de la tige volubile ; la verticale, définie par l'arête, doit passer virtuellement par ce point. Dans ces conditions de visée, le sommet de l'angle droit de l'équerre représente la projection orthogonale, sur le plan

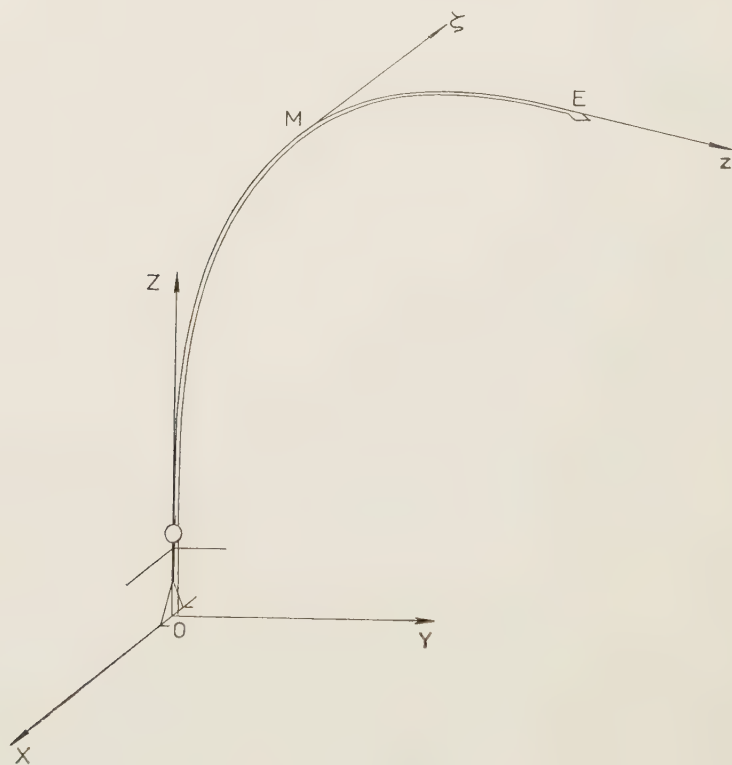


Fig. 6. — Orientation de la courbe par le trièdre tri-rectangle OXYZ et la tangente orientée (au point 0 ou au point M).

de la vitre, du point repéré. Le bourgeon terminal se déplace ; chaque position est repérée avec l'équerre à des temps précis, elle est indiquée sur la vitre par un point à l'encre de Chine. Les points sont numérotés au fur et à mesure. On obtient la projection orthogonale de la trajectoire décrite par le sommet de la tige volubile au cours du mouvement en joignant les points suivant une courbe (fig. 5). On peut obtenir le polygone inscrit dans cette projection orthogonale en joignant les points par des segments de droite (fig. 7) ; cette représentation permet d'exprimer le déplacement du flagelle au cours du mouvement révolutif sous la forme

d'un déplacement angulaire (α). Au cours d'une même observation on peut donc représenter le déplacement orthogonal du sommet de la tige volubile et le déplacement rotatoire du flagelle autour de son axe par des déplacements angulaires : α et β . On mesure les angles α et β toutes les 10 minutes (fig. 8) entre la valeur zéro et 360 degrés. Dans tous les cas observés la période τ du mouvement révolutif est un peu moins longue que la période τ_r de la rotation antidrome (fig. 7 et 8).

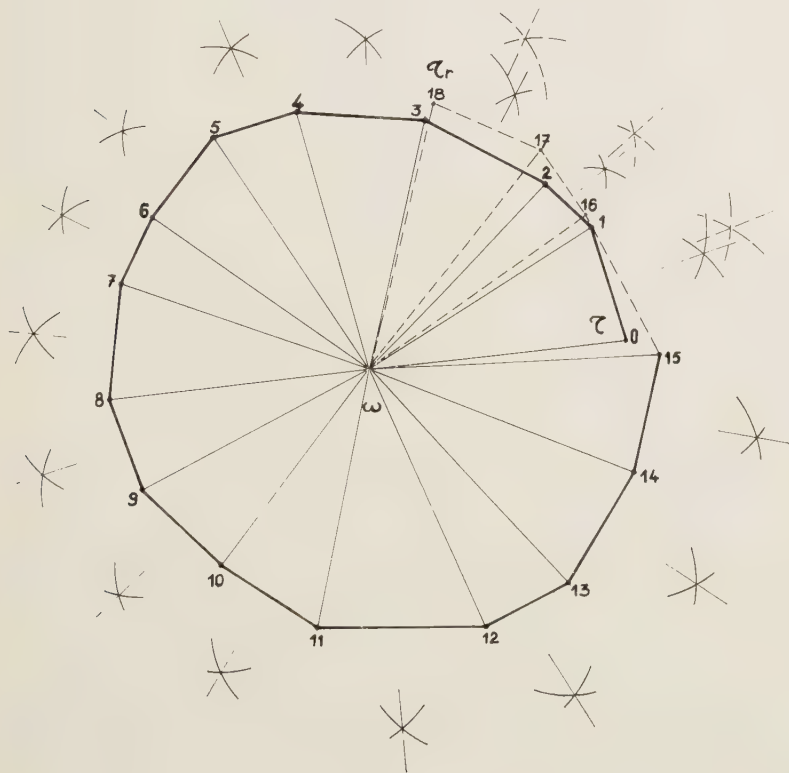


Fig. 7. — En joignant les points par des segments de droite nous obtenons le polygone inscrit dans la projection orthogonale de la trajectoire décrite par le sommet de la tige volubile. Les médiatrices de ce polygone convergent ; elles se coupent pour la plupart dans une zone très petite qu'on peut assimiler à un point ω . Nous considérerons ω comme le centre géométrique de ce polygone. En joignant ω à chaque sommet du polygone nous délimitons une série d'angles. Chaque angle représente la vitesse angulaire (en degrés par 5 minutes) du mouvement révolutif du flagelle pendant la période τ (de 0 à 15).

32)

On colle douze ailettes le long du flagelle pour l'observation et la mesure de la torsion homodrome. On colle, de plus, une ailette apicale à l'extrémité du bourgeon terminal ; cette ailette est collée verticalement,

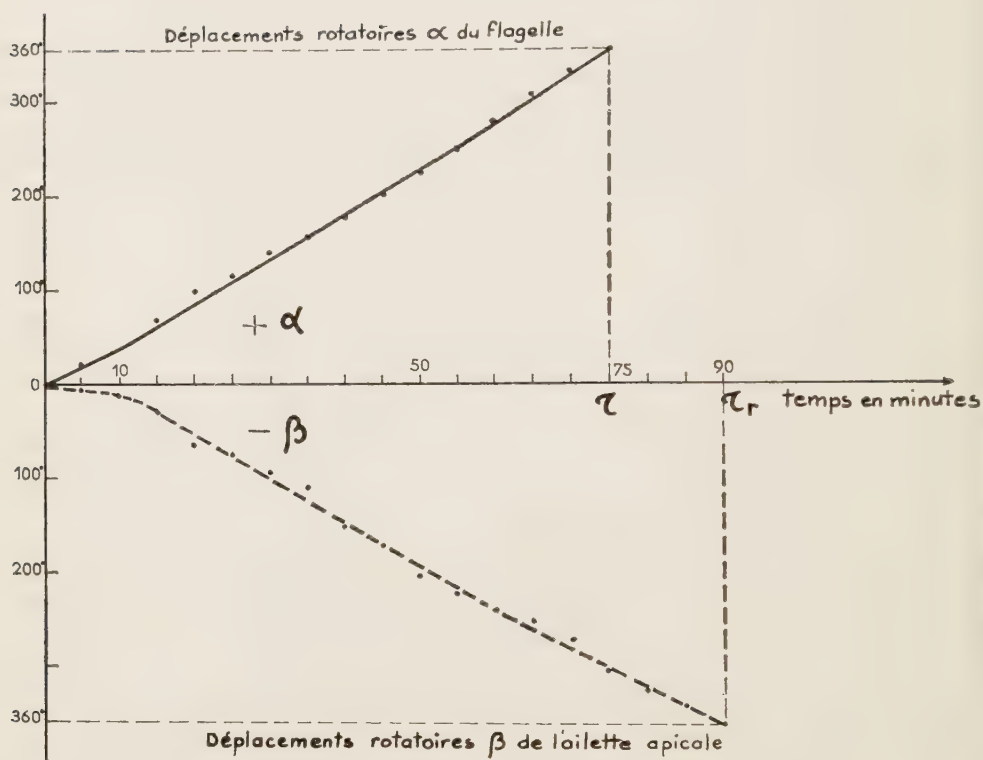


Fig. 8. — Observation et mesure des déplacements α et β au cours du mouvement révolutif. Nous représentons dans cette figure les déplacements angulaires chez une tige volubile prise comme exemple ; la tige a été observée et mesurée pendant 90 minutes. Le déplacement α du sommet est évalué à partir de la projection orthogonale de la trajectoire (voir figure 7) ; le déplacement de l'ailette apicale collée au niveau du sommet est donné par le déplacement angulaire β (voir figure 5). La position verticale de l'ailette (position 1 de la figure 5) représente l'origine des temps ; α et β sont mesurés régulièrement toutes les 5 minutes ; les déplacements angulaires sont donnés en degrés toutes les 5 minutes. τ représente la période du mouvement révolutif et τ_r la période de la rotation du flagelle autour de son axe.

3° MESURE DE TOUTES LES PÉRIODES (τ et τ_r) OBSERVÉES AU COURS DE LA FORMATION D'UNE SPIRE DE TORSION HOMODROME.

face à l'observateur. La tige volubile ainsi préparée est placée sous une plaque de verre ; on mesure la période τ du mouvement révolutif du flagelle par la méthode des projections orthogonales. La période τ_r du déplacement rotatoire du flagelle autour de son axe est évaluée au retour de l'ailette apicale à la position verticale de départ. On arrête de mesurer τ et τ_r quand les conditions de départ sont de nouveau réalisées pour le flagelle (comparer les positions 0 et 6 de la fig. 9).

4° RÉSULTATS.

Le mouvement révolutif et la rotation antidrome du flagelle ont une fréquence à peu près constante, plus rapide pour le déplacement du flagelle dans l'espace qu'autour de lui-même.

Les observations et les mesures que nous avons faites montrent un retour à certaines normes pour les différents mouvements rotatoires qui se manifestent chez les tiges volubiles. L'observation directe et la mesure des déplacements angulaires des ailettes ont montré que la formation d'une spire de l'hélice de torsion homodrome coïncide avec un nombre entier k de périodes τ ou $k-1$ de périodes τ_r , à $\Delta\tau$ près.

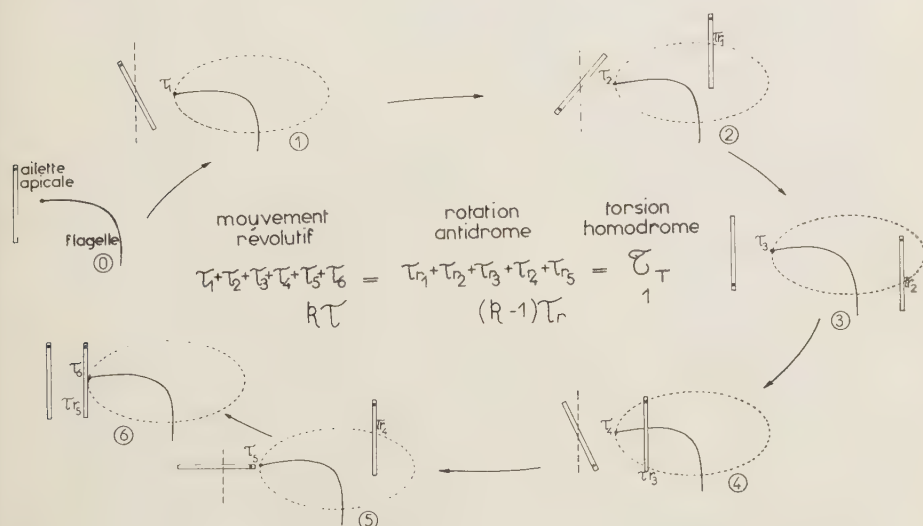


Fig. 9. — Observations simultanées du mouvement révolutif du flagelle et du déplacement rotatoire de la tige volubile autour de son axe au cours du temps. Les périodes τ et τ_r n'ont pas la même valeur, $\tau_r > \tau$; les deux mouvements sont observés et mesurés en même temps, au niveau de l'extrémité du bourgeon terminal de la tige volubile. A chaque tour de mouvement révolutif, l'ailette apicale prend un certain retard par rapport au flagelle (position 1). Ce retard devient de plus en plus grand à chaque tour de mouvement révolutif (positions 2, 3, 4 et 5). Le retour aux conditions de départ est réalisé ici pour la position 6; le flagelle et l'ailette apicale se retrouvent dans les mêmes conditions que pour la position 0. Le retour aux conditions de départ coïncide avec la formation d'une spire de la torsion homodrome. Dans l'exemple considéré ces observations nous permettent d'établir la relation numérique suivante :

$$\tau_1 + \tau_2 + \tau_3 + \tau_4 + \tau_5 + \tau_6 = \tau_{r1} + \tau_{r2} + \tau_{r3} + \tau_{r4} + \tau_{r5} = \tau_r$$

$$k\tau = (k-1)\tau_r = \tau_r$$

Le mouvement révolutif « d'exploration » des tiges, la rotation antidrome du flagelle autour de son axe et la formation d'une spire de l'hélice de torsion homodrome contribuent au déroulement d'un même cycle. La participation de ces trois mouvements rotatoires peut se mettre sous la forme d'une relation simple : $k\tau = (k-1)\tau_r = \tau_r$.

TABLEAU II

Valeurs des périodes τ et τ_r (en minutes)
observées au cours de la formation d'une spire de torsion homodrome de période τ_r .

	τ_1 (en mn)	τ_{r1} (en mn)	τ_2 (en mn)	τ_{r2} (en mn)	τ_3 (en mn)	τ_{r3} (en mn)	τ_4 (en mn)	τ_{r4} (en mn)	τ_5 (en mn)	τ_{r5} (en mn)	τ_6 (en mn)	τ_{r6} (en mn)	τ_7 (en mn)	τ_{r7} (en mn)	$\Delta\tau =$ $\Sigma\tau - \Sigma\tau_r$ (en mn)
k = 4	180	204	144	191	150	220	140	—							— 1
	112	130	101	135	105	153	102	—							+ 2
	122	162	103	113	105	165	95	—							— 15
	95	145	98	130	98	140	124	—							0
	115	120	98	145	100	155	110	—							+ 3
	155	173	85	120	110	155	98	—							— 10
k = 5	155	185	105	125	105	120	95	140	130	—					— 10
	175	195	95	120	110	140	110	145	115	—					+ 5
	105	130	82	90	90	110	105	145	105	—					+ 12
	110	120	90	115	85	100	100	145	95	—					0
	155	185	105	125	105	120	95	140	130	—					+ 20
	175	195	95	120	115	140	110	145	115	—					+ 10
	125	140	100	110	107	115	113	170	90	—					0
	118	140	95	110	107	130	115	155	99	—					— 1
	143	157	89	125	100	145	105	129	115	—					— 4
	134	160	142	182	136	170	141	175	137	—					+ 3
k = 6	115	135	90	115	100	130	100	115	140	135	100	—			+ 5
	115	135	95	101	85	95	85	120	105	1: 5	105	—			+ 4
	144	162	86	87	85	101	88	104	87	123	87	—			0
	107	125	81	105	85	100	82	101	89	104	91	—			0
k = 7	107	120	90	105	95	97	101	126	104	140	115	135	105	—	+ 6

Au cours de la formation d'une spire de l'hélice de torsion homodrome le flagelle effectue k révolutions de période τ (mouvement révolitif) et k — 1 révolutions de période τ_r (rotation antidrome de la tige lutif) et k-1 révolutions de période τ_r (rotation antidrome de la tige autour de son axe). Sur 21 tiges observées et mesurées à 27 °C en jour continu, 10 ont eu un retour approximatif (à $\pm \Delta\tau$) aux conditions de départ pour une valeur de k égale à 5.

V. — DISCUSSION

Les résultats acquis montrent que le mouvement de torsion se manifeste dans les zones en croissance et en mouvement et que la torsion se maintient dans les zones âgées de la tige.

Le mouvement de torsion homodrome, la croissance et le mouvement révolitif représentent trois paramètres qui participent simultanément au développement des tiges volubiles. Nous avons montré (1966) que l'étude comparée de l'activité de ces trois facteurs pour des segments de flagelles de même âge conduit à distinguer trois zones le long du flagelle (une zone apicale sans activité motrice apparente, à croissance maximale et à torsion nulle ou faible; une zone de courbure à grande activité motrice, à croissance moyenne et à torsion homodrome maximale; une zone âgée où la croissance et le mouvement de torsion homodrome disparaissent simultanément). La présence de ces phénomènes fait que la croissance

des tiges volubiles a été comparée à la croissance en hélice ou « spiral growth » des sporangiophores de *Phycomyces* (CASTLE) ; le développement des sporangiophores de *Phycomyces*, comme celui des tiges volubiles, fait intervenir simultanément un mouvement de torsion et une croissance longitudinale.

Dans quelle mesure le mouvement de torsion homodrome est-il lié au mouvement révolutif chez les tiges volubiles ? Certains de nos résultats montrent que le mouvement révolutif et le mouvement de torsion homodrome sont deux phénomènes qui se manifestent simultanément. La difficulté expérimentale d'agir préférentiellement sur l'un puis sur l'autre de ces deux facteurs permet de supposer que la relation entre la torsion homodrome et le mouvement révolutif est une relation du « tout ou rien » qui pourrait être rendue sous une forme globale par la relation numérique que nous avons établie.

VI. — CONCLUSIONS

Le mouvement de torsion homodrome reste l'apanage des tiges volubiles au cours du mouvement révolutif des flagelles. La torsion se répartit suivant un certain gradient et elle est toujours faible ou nulle au niveau du bourgeon terminal ; acquise au stade flagelle, la torsion homodrome n'est pas conservée intégralement et elle est partiellement réversible dans certains cas.

La rotation antidrome du flagelle autour de son axe et la torsion homodrome participent au mouvement révolutif des tiges volubiles.

L'étude simultanée du mouvement révolutif et de la torsion homodrome montre que les deux phénomènes sont étroitement liés ; les spires de l'hélice de torsion homodrome d'une tige volubile se forment régulièrement au cours du temps. La formation d'une spire de torsion homodrome après un nombre entier k de tours de mouvement révolutif et $k-1$ de tours de rotation antidrome du flagelle sur lui-même reste un phénomène que nous ne pouvons encore expliquer. Nous espérons poursuivre certaines recherches dans ce domaine pour arriver à distinguer ce qui est cause et ce qui est effet.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLAUD (L.), 1957. — *Recherches sur les mouvements spontanés des plantes grimpantes*. Thèse Sciences, Besançon, n° 5 (Ann. sci. Univ. Besançon, sér. 2, Bot. 11, 235 p.)
- 1958. — La circumnutation des tiges volubiles et des vrilles. *Année biol.*, 34, 17-28.
- 1962. — Les mouvements d'exploration et d'enroulement des plantes volubiles. In : *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, XVII - 2, 562-634, Berlin - Göttingen - Heidelberg : Springer, édit.
- 1969. — Les mouvements. In : *Précis de Sciences biologiques*. Biol. vég., 3, 267-302, Paris : Masson.

- BARANETZKY (J.), 1883. — Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. *Mém. Acad. Sci. St-Petersbourg*, sér. 7, 31 (8), 1-73.
- BERTON (A.), 1948. — Notes botaniques. Sur la désignation des sens d'enroulement et de torsion. *La feuille des Naturalistes*, nouv. série, 3, 74.
- CASTLE (E.S.), 1936. — A model imitating the origin of spiral wall structure in certain plant cells. *Proc. Nat. Acad. Sci.* ; 22, 336.
- 1936. — The origin of spiral growth in *Phycomyces*. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 8, n° 4, 493-502.
- CLAIRE (A.), 1966 a. — Méthodes d'observation et de mesure du mouvement de torsion homodrome des tiges volubiles pendant le mouvement révolutif « d'exploration ». *C.R. Acad. Sci.*, 262, 759-762.
- 1966 b. — Gradient de vitesse de la torsion homodrome des tiges volubiles. *Ibid*, 2722-2725.
- 1970. — *Recherches sur le mouvement révolutif, la croissance et la torsion homodrome des tiges volubiles chez l'Ipomoea purpurea. Mise en évidence de quelques mécanismes physiologiques.* Thèse Sciences Clermont-Ferrand, 204 p.
- DARWIN (CH.), 1877. — *Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes.* (Trad. Gordon), Paris : Reinwald, 271 p.
- 1882. — *La faculté motrice dans les plantes* (trad. Heckel), Paris : Reinwald, 599 p.
- HENDRICKS (H.V.), 1919. — Torsion studies in twining plants. *Bot. Gaz.*, 68, 425-440.
- 1923. — Torsion studies in twining plants. *Amer. J. Bot.*, 27, 195-198.
- MOHL (H.), 1827. — *Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen*, eine gekrönte Preisschrift. VIII + 152 p., Tübingen : Laupp.
- NOLL (F.), 1886. — Bemerkung zu Schwendener's Erwiderung auf die Wortmann'sche Theorie des Windens. *Bot. Ztg.*, 44, 738-740.
- PALM (L.H.), 1827. — *Ueber das Winden der Pflanzen, eine botanisch-physiologische Abhandlung*, welche von der medicinischen Fakultät der Universität Tübingen im Jahr 1826 als Preisschrift gekrönt wurde. VIII + 104 p., Stuttgart : Löflund.
- SCHWENDENER (S.), 1881. — Ueber das Winden der Pflanzen. *Monatsber. d.k. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin*, 1077-1112.
- TRONCHET (A.), 1942. — Techniques pour l'étude du mouvement des vrilles. *Ann. Univ. Lyon*, 3^e série. *Sci. nat.*, 3, 27-44.
- TRONCHET (A.) et TRONCHET (J.), 1944. — Sur deux méthodes nouvelles de représentation graphique et d'analyse du mouvement révolutif des vrilles. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, n° 1, 8-13 et n° 2, 19-28.

I. D. N. 77-Nemours. Tél. 428.01-01
